©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Zur Kenntnis der fossilen Braunbären (Ursidae, Mammal.)

Von Erich Thenius.

Paläontologisches Institut der Universität Wien

Mit 5 Textabbildungen und 1 Tafel

(Vorgelegt in der Sitzung am 23. Jänner 1956)

Einleitung.

Unsere Kenntnis fossiler Braunbären ist trotz einer Fülle von Arbeiten noch immer gering und — verglichen mit jener des Höhlenbären — als lückenhaft zu bezeichnen. Dies ist nicht nur der relativen Seltenheit und Unvollständigkeit fossiler Braunbärenreste zuzuschreiben (vgl. Koby 1944), sondern auch der schwierigen Beurteilung in systematischer Hinsicht, wie schon die Übersicht über die fossilen Braunbärenfunde durch Erdbrink (1953) erkennen läßt. Dazu kommt noch die geringe Kenntnis der rezenten asiatischen Braunbären, deren eingehende osteologische Untersuchung noch immer aussteht.

Die im folgenden behandelten Schädel stammen aus dem Jungpleistozän von Winden im Burgenland und sind in der Literatur bereits mehrfach erwähnt worden, haben jedoch meines Erachtens nicht die richtige Deutung erfahren. So hat Spahni (1954) in Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über die Höhlenbären Österreichs die beiden Schädel ebenfalls berücksichtigt. Es soll hier nicht auf die Ergebnisse dieses Autors in ihrer Gesamtheit eingegangen werden (vgl. Ehrenberg 1955), sondern bloß auf jene, die sich auf die beiden Bärenreste aus der Windener Höhle beziehen, um deren Erforschung sich F. Mühlhofer, J. Bayer und K. Ehrenberg verdient gemacht haben (s. Ehrenberg 1929, 1929 a, 1931, 1932, 1938).

Aus dieser Höhle wurden durch Ehrenberg neben zahlreichen Höhlenbärresten zwei Bärenschädel beschrieben, die durch die flache Stirn und den Besitz von drei bzw. vier Prämolaren je

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Kieferhälfte vom typischen Höhlenbären abweichen. Ehrenberg erwägt hauptsächlich zwei Möglichkeiten zur Deutung dieser beiden Schädel:

1. Kreuzungsprodukt zwischen *Ursus arctos* und *U. spelaeus*,
2. noch nicht völlig differenzierter Höhlenbär.

Ersterer Ansicht schließt sich auch Erdbrink (1953) an, der sich allerdings bloß auf die Angaben aus der Literatur stützt. Erdbrink betont jedoch (1953, S. 523), daß das Auftreten intermediärer Formen schon durch die nahe Verwandtschaft beider (*Ursus arctos* und *Ursus spelaeus*, wobei Erdbrink *Ursus deningeri* als Unterart von *Ursus arctos* auffaßt) bedingt sein kann. H. Zapfe, der in Zusammenhang mit den Bären aus dem Altpleistozän von Hundsheim in Niederösterreich (1948, S. 152) auf diese Schädel zu sprechen kommt, vermutet, daß es sich um primitive „Mitläufer" des Höhlenbären handle[1], wie sie in ähnlicher Form im *deningeri*-Formenkreis zu beobachten sind.

Des jungpleistozänen Alters der Fundschichten (vgl. Ehrenberg 1932, S. 41) wegen wird jedoch die zweite Möglichkeit als die unwahrscheinlichere erachtet (Ehrenberg 1938, S. 393)[1a]. Bereits Koby (1944, S. 81) bezweifelt das Vorkommen von Bastarden zwischen *Ursus arctos* und *U. spelaeus* in Winden. Abgesehen davon, daß Höhlen- und Braunbär (*Ursus arctos*) nur selten vom gleichen Fundort nachgewiesen sind[2] (vgl. Stehlin 1933, Koby 1943, Mottl 1940, Schaub & Jagher 1945, Zapfe 1948, Erdbrink 1953), spricht nach Ehrenberg schon das Fehlen typisch arctoider Reste eher dagegen als dafür. Wenn auch verschiedene Bastarde zwischen rezenten Bärenrassen und -arten in zoologischen Gärten gezüchtet werden konnten, so ist damit noch keineswegs erwiesen, daß derartige Kreuzungen auch in freier Wildbahn vorkommen. Abgesehen von ökologischen Gründen spielen hier zahlreiche andere Faktoren mit, die nur unter unnatür-

[1] Auch auf diese Möglichkeit hat Ehrenberg bereits in anderem Zusammenhang hingewiesen (1935, S. 120, 1935 a, S. 89).

[1a] An anderer Stelle (Ehrenberg 1938 a, S. 170) und neuerdings (1955, S. 31) werden sie jedoch als ± arctoide spelaeus-Formen angesehen.

[2] Die Fundschichten in der Höhle sind durch Dachs- und Fuchsbauten teilweise gestört. Außerdem wurde in der Höhle wiederholt gegraben, so daß heute nicht mehr mit Sicherheit zu entscheiden ist, ob beide Schädel aus dem gleichen Niveau stammen bzw. beide neben dem Höhlenbären gelebt haben. Bemerkenswert sind die z. T. starken Schliffspuren an den Schädeln. Das geologische Alter der Funde ist — entsprechend der wiederholten Besiedlung der Höhle — jungpleistozän oder jünger. Dem Erhaltungszustand nach entsprechen die beiden Schädel durchaus jungdiluvialen Resten. Schädel I ist zusammen mit Höhlenbären gefunden worden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

lichen Lebensbedingungen, wie etwa in zoologischen Gärten, überwunden werden können. — Spahni, der beide Schädel aus Winden im Original untersuchen konnte, bezieht sie auf *Ursus spelaeus*, indem er weder der flachen Stirn, der Hinterhauptshöhe, der Schädelbasis noch dem Auftreten „zusätzlicher" Prämolaren besondere Bedeutung beimißt. Eine Untersuchung der besagten Bärenschädel führte mich jedoch zu dem Ergebnis, daß es sich weder um Höhlenbären, wie Spahni (1954, S. 351) meint, noch um Bastarde bzw. um nicht typische Höhlenbären handelt, wie Ehrenberg anzunehmen geneigt ist. Wohl treten bei *Ursus spelaeus* gelegentlich vor dem P^4 noch Prämolaren auf, wie auch die Glabella manchmal nicht besonders stark ausgeprägt ist. Daß jedoch beide Merkmale zusammen vorkommen, läßt bereits Zweifel an der Ansicht von Spahni aufkommen. Dazu kommt, daß Spahni das Gebiß der beiden Schädel nicht näher berücksichtigt hat, wie aus dem zum Teil stark durch Schellack und Wachs verschmierten Backenzahngebiß hervorgeht, das vor Untersuchung erst richtig „freigelegt" werden mußte.

Dadurch, daß die erwähnten Schädel trotz wiederholter Berücksichtigung in der Literatur noch nicht abgebildet wurden[3], sehe ich mich veranlaßt, der Beschreibung einige Abbildungen beizufügen, um auch dem Leser dieser Zeilen, dem das Originalmaterial nicht zugänglich ist, ein objektives Urteil zu gestatten.

Für Überlassung des Materials zur Bearbeitung habe ich Herrn Prof. Dr. O. Kühn, Vorstand des Paläontologischen Institutes der Universität Wien, auf dessen Veranlassung diese Studie durchgeführt wurde, und der Leitung des Burgenländischen Landesmuseums, Eisenstadt, zu danken. Auch Herrn Dr. G. Rokitansky sei an dieser Stelle für rezentes Vergleichsmaterial aus der Zoologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums Wien (Säugetierabteilung) bestens gedankt.

Beschreibung der beiden Bärenschädel aus Winden (Burgenland).

Beide Schädel sind größer als *Ursus arctos arctos*, ohne jedoch den für *Ursus spelaeus* charakteristischen Mittelwert zu erreichen. Sie fallen durchaus in den von *Ursus arctos*[4] bekanntgewordenen

[3] Bloß Spahni gibt eine stark verkleinerte Umrißskizze des einen Schädels im Profil. Neuerdings hat Ehrenberg (1955) einen Schädel abgebildet.

[4] Mit Pocock (1933) und anderen Zoologen betrachte ich die altweltlichen Braunbären als zu einer Art bzw. Rassenkreis gehörig.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Variationsbereich (vgl. Maßtabelle I). Beide Schädel besitzen eine flache, kaum eingesenkte Stirnpartie.

Schädel I (Basilarlänge 380 mm, Tafel I). Der Schädel ist bis auf den fehlenden linken Jochbogen und verschiedene kleine Beschädigungen vollständig erhalten. Diese zeigen zum Teil frische Bruchflächen, zum Teil handelt es sich um Abschleifung. Vom Gebiß liegen der P^4 und M^2 sin. und der P^4—M^2 dext. vor. Der Schädel stammt von einem adulten Individuum, wie das fast vollkommene Fehlen von Knochennähten, die bereits in Usur genommenen Backenzähne und der kräftige Sagittalkamm zeigen. Die Stirn ist flach, kaum eingesenkt, das Hinterhaupt niedriger als

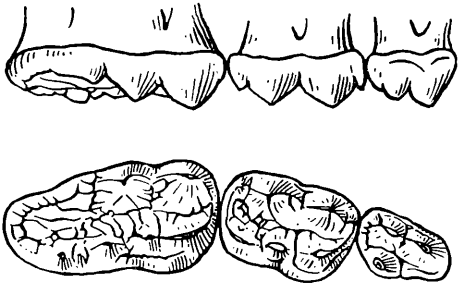


Abb. 1. *Ursus spelaeus* Rosenm. P^4—M^2 dext. von außen und von der Kaufläche. Jungpleistozän von Winden (Bgld.). Paläont. Institut d. Universität Wien. $^2/_3$ nat. Gr.

beim Höhlenbären und fällt vollkommen in die Schwankungsbreite der rezenten Braunbären. Das Akrokranium springt weniger weit vor als bei *Ursus spelaeus*. Die Ausladung der Jochbögen bietet keine greifbaren Unterschiede, wie die rezenten Braunbären erkennen lassen. Der Hinterrand der knöchernen Nasenöffnung reicht weniger weit rückwärts als beim Höhlenbären. Das Diastem (zwischen C und P^4) ist kurz und beträgt gegen 35 mm. Die Foramina palatinales münden ungefähr in der Höhe der Mitte der M^2. Der hintere knöcherne Gaumen ist wie bei *Ursus arctos* relativ breit. Die Schädelbasis zeigt das flache Tympanicum, mit dem wie bei *Ursus arctos* etwas weiter lateral mündenden Foramen postglenoideum. Eine Grube im medio-oralen Bereich des Tympanicums und ein entsprechendes Relief, wie es bei adulten Exemplaren von *Ursus spelaeus* in der Regel auftritt, ist bloß angedeutet, ebenso wie auch die Lage des Processus postglenoideus und sein relativer Abstand vom Processus mastoideus von *Ursus spelaeus*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Variationsbereich (vgl. Maßtabelle I). Beide Schädel besitzen eine flache, kaum eingesenkte Stirnpartie.

Schädel I (Basilarlänge 380 mm, Tafel I). Der Schädel ist bis auf den fehlenden linken Jochbogen und verschiedene kleine Beschädigungen vollständig erhalten. Diese zeigen zum Teil frische Bruchflächen, zum Teil handelt es sich um Abschleifung. Vom Gebiß liegen der P^4 und M^2 sin. und der P^4—M^2 dext. vor. Der Schädel stammt von einem adulten Individuum, wie das fast vollkommene Fehlen von Knochennähten, die bereits in Usur genommenen Backenzähne und der kräftige Sagittalkamm zeigen. Die Stirn ist flach, kaum eingesenkt, das Hinterhaupt niedriger als

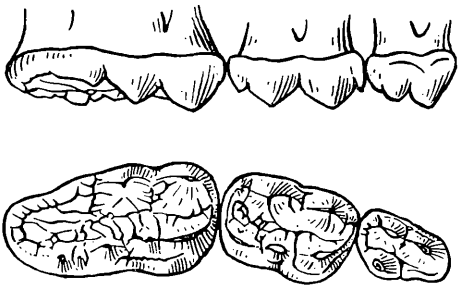
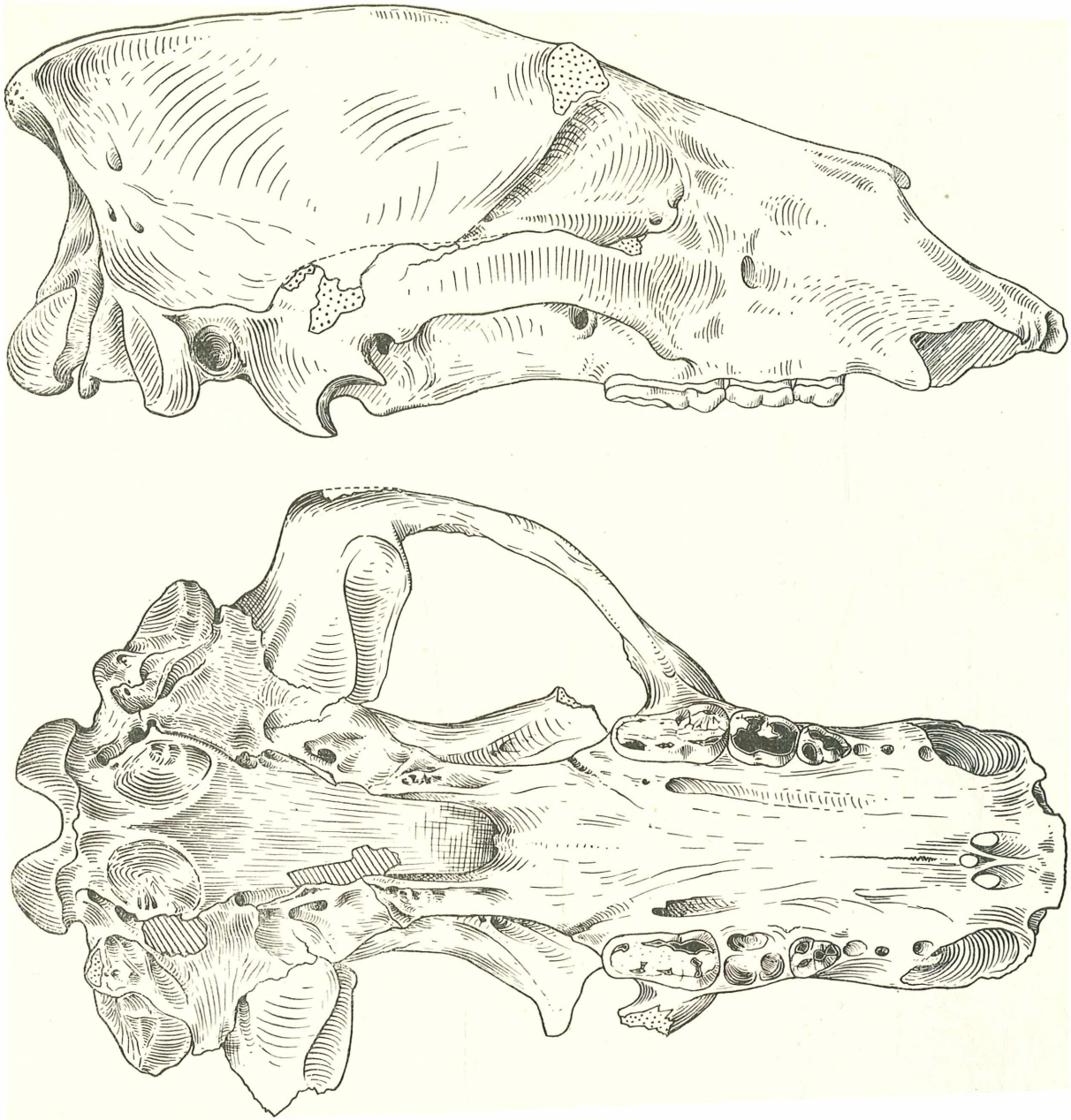


Abb. 1. *Ursus spelaeus* Rosenm. P^4—M^2 dext. von außen und von der Kaufläche. Jungpleistozän von Winden (Bgld.). Paläont. Institut d. Universität Wien. 2/3 nat. Gr.

beim Höhlenbären und fällt vollkommen in die Schwankungsbreite der rezenten Braunbären. Das Akrokranium springt weniger weit vor als bei *Ursus spelaeus*. Die Ausladung der Jochbögen bietet keine greifbaren Unterschiede, wie die rezenten Braunbären erkennen lassen. Der Hinterrand der knöchernen Nasenöffnung reicht weniger weit rückwärts als beim Höhlenbären. Das Diastem (zwischen C und P^4) ist kurz und beträgt gegen 35 mm. Die Foramina palatinales münden ungefähr in der Höhe der Mitte der M^2. Der hintere knöcherne Gaumen ist wie bei *Ursus arctos* relativ breit. Die Schädelbasis zeigt das flache Tympanicum, mit dem wie bei *Ursus arctos* etwas weiter lateral mündenden Foramen postglenoideum. Eine Grube im medio-oralen Bereich des Tympanicums und ein entsprechendes Relief, wie es bei adulten Exemplaren von *Ursus spelaeus* in der Regel auftritt, ist bloß angedeutet, ebenso wie auch die Lage des Processus postglenoideus und sein relativer Abstand vom Processus mastoideus von *Ursus spelaeus*



Ursus arctos priscus Goldf. aus dem Jungpleistozän von Winden im Burgenland. Schädel I. Paläont. Institut der Universität Wien.

Oben: Profilansicht. Beachte flache Stirn, Gehörregion. Unten: Ventralansicht. Beachte Diastem, Choanenregion, Tympanicum und Gebiß. $^2/_5$ nat. Gr.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Maßtabelle I. (Schädelmaße)

Art	*Ursus arctos priscus* Winden; Schädel I.	*Ursus arctos priscus* Winden; Schädel II.	*Ursus arctos „fossilis"* Maspino (n. Koby 1944)	*Ursus arctos piscator* Wladiwostok; rezent Nr. 977	*Ursus arctos beringianus* Kamtschatka; rezent Ka V 124*)	*Ursus arctos arctos* Serbien; Pal. Inst.	*Ursus arctos arctos* Bosnien; Pal. Inst.	*Ursus spelaeus* Mixnitz; Nr. 2	*Ursus spelaeus* Mixnitz; Nr. 29	*Ursus spelaeus* Mixnitz; Nr. 48
Bezeichnung	(Maße in Millimetern)									
Basilarlänge (Prosthion—Basion)	380,0	+330,0	338,0	340,0	380,5	262,0	322,0	460,0	415,0	354,0
Craniallänge (Basion—Postdentale)	207,0	+180,0	181,0	187,0	212,5	139,0	179,0	245,0	215,0	184,0
Faziallänge (Prosthion—Postdentale)	173,0	+150,0	157,0	153,0	168,0	123,0	143,0	215,0	200,0	170,0
Gaumenlänge (Prosthion—Staphylion)	215,0	+189,0	188,0	190,0	208,0	150,0	182,0	ca. 280,0	250,0	216,0
Mastoidbreite . . .	185,5	+170,0	160,0	+179,0	219,0	130,0	163,0	249,0	196,5	+158,0
Breite der Hinterhauptscondylen	81,0	+71,0	79,0	78,0	84,0	66,0	68,5	100,0	85,0	74,5
Foramen magnum (Querdurchmesser)	34,0	33,0	37,0	36,5	36,0	33,0	33,0	42,0	36,0	34,0
Hinterhauptshöhe (Basion—Acrocranium)	106,0	94,0	—	92,0	109,0	76,0	89,0	137,0	110,0	97,0
Diastemlänge . . .	ca. 33,0	ca. 28,0	—	24,0	35,0	34,0	37,0	59,0	55,0	38,0
Gaumenbreite (hint. Staphylion; min.)	56,0	48,0	—	52,0	56,0	44,0	50,0	55,0	44,0	44,0

*) Totallänge 405,0 mm. Acrocranion—Prosthion 428,0 mm.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

abweicht. Der Processus postglenoideus ist bei *Ursus spelaeus* steiler gestellt und springt ventral stärker vor, wie überhaupt die Gehörregion (in der Norma lateralis) beim Höhlenbären bedeutend kürzer und dadurch höher (in ventro-dorsaler Erstreckung) ist als bei Braunbären, wo sie viel flacher ist. Der knöcherne Gehörgang reicht relativ weit nach außen und unterscheidet sich schon dadurch deutlich von *Ursus spelaeus*. Die Lage der Foramina entspricht, soweit Unterschiede zwischen *Ursus arctos* und *U. spelaeus* vorhanden sind, für *Ursus arctos*.

Vom Vordergebiß sind bloß Alveolen erhalten. Das Backenzahngebiß umfaßte ursprünglich vier Prämolaren und zwei Molaren.

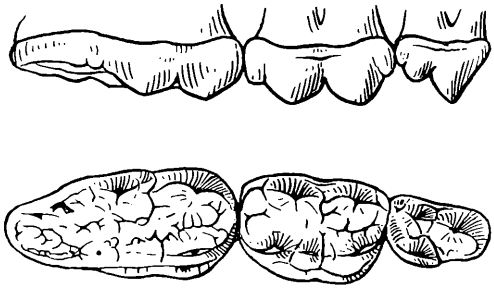


Abb. 2. *Ursus „deningeri"* v. Reich. P^4—M^2 dext. von außen und von der Kaufläche. Altquartär von Hundsheim (N.-Ö.). Paläont. Institut d. Universität Wien. $^2/_3$ nat. Gr.

Vom P^{1-3} sind bloß die einfachen Alveolen vorhanden. Der P^4 entspricht dem von *Ursus arctos* durch die relative Breite, die dem gut entwickelten Deuteroconus (= Innenhöcker; über die Terminologie der Zahnhöcker vgl. Thenius 1953) zuzuschreiben ist. Der Protoconus ist kräftig und bedeutend größer als der Tritoconus. Deuteroconus und Tritoconus sind nicht durch einen Kamm verbunden. Alle diese Merkmale sind nach Rode (1935) typisch „arctoid". Bei *Ursus spelaeus* ist der P^4 in der Regel schmäler, oft ist ein Kamm zwischen Tritoconus und Deuteroconus entwickelt. Deuteroconus und Protoconus sind relativ kleiner. Der im Umriß gerundet rechteckige M^1 weicht wohl durch seine Dimensionen und dem etwas langgestreckten Bau von *Ursus arctos arctos* ab, ohne jedoch den für *Ursus spelaeus* charakteristischen Grad der Verlängerung und dessen typische Proportionen (größere Breite in der Vorderhälfte) zu erreichen, fällt aber durchaus in den Variationsbereich der rezenten Braunbären und ist rückwärts breiter

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

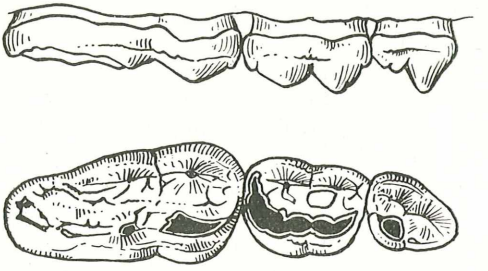


Abb. 3. *Ursus arctos piscator* Puch. P^4—M^2 dext. von außen und von der Kaufläche. Wladiwostok (rezent). Zool. Sammlung Naturhist. Museum Wien, Nr. 977. 2/3 nat. Gr.

als vorne. Para- und Metastyl sind wohl stärker als bei *Ursus arctos arctos*, finden sich jedoch in gleichem Maße bei ostasiatischen Braunbären (s. Abb. 3). Der M^2 ist gleichfalls gegenüber *Ursus arctos arctos* verlängert und erscheint dadurch dem oberflächlichen Betrachter „spelaeoid". Eine genauere Untersuchung und ein Vergleich mit rezenten Braunbären lehrt jedoch, daß der Zahn durchaus nicht als typisch „spelaeoid" bezeichnet werden kann, weil einerseits das Mittelfeld durchaus jene für *Ursus spelaeus* kennzeichnende Komplikation vermissen läßt, andererseits entsprechende Molaren auch bei rezenten Braunbären anzutreffen sind (s. Abb. 3). Es ist daher nicht angebracht, von typisch „spelaeoiden" Backenzähnen zu sprechen, wie es Ehrenberg tut. Aus demselben Grund lassen auch die von verschiedenen Autoren (Arambourg 1933, Couturier 1948) verwendeten Indizes (GP^4) eine Trennung von *Ursus arctos* und *Ursus spelaeus* nicht zu. Von einer näheren Beschreibung der Molaren im einzelnen sei hier ab-

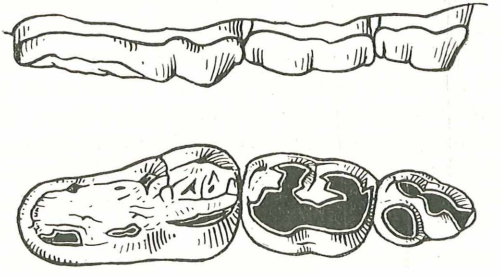


Abb. 4. *Ursus arctos priscus* Goldf. P^4—M^2 dext. von außen und von der Kaufläche. Jungpleistozän von Winden (Bgld.). Paläont. Institut d. Universität Wien. 2/3 nat. Gr. Schädel I.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

gesehen, da die Einzelheiten viel besser aus den Abbildungen hervorgehen (s. Abb. 4).

Schädel II (Basilarlänge etwa 330—340 mm). Der etwas kleinere Schädel ist in ähnlichem Umfange wie Nr. I erhalten, indem der rechte Jochbogen bis an den Ansatz fehlt und der übrige Schädel kleine Bruchbeschädigungen sowie Rollspuren aufweist. Diese Schleifspuren sind stärker ausgebildet und betreffen nicht nur Partien des Dorsalschädels, sondern auch die Schädelbasis. Auch dieser Schädel stammt von einem erwachsenen Individuum, dessen Nähte bereits verschmolzen waren und dessen Gebiß stärker usuriert ist als bei Nr. I. Wie bei diesem sind die flache Stirnpartie, das niedrige Hinterhaupt, die relativ langen Nasalia, die breite Choanenpartie und die Ausbildung der Schädelbasis sowie der

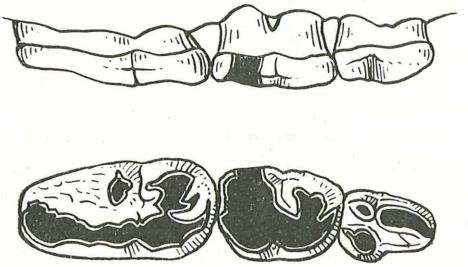


Abb. 5. *Ursus arctos priscus* Goldf. P^4—M^2 dext. von außen und von der Kaufläche. Stärker abgekaut. Jungpleistozän von Winden (Bgld.). Schädel II. Burgenländ. Landesmuseum Eisenstadt. $^2/_3$ nat. Gr.

Gehörregion kennzeichnend und entsprechen weitgehend denen bei Nr. I. Die Grube im Bereich des Tympanicums ist ganz seicht wie bei *Ursus arctos arctos*. Lage und Anordnung des Foramen postglenoideums, Ausbildung des Processus postglenoideus, des Processus mastoideus und der knöcherne Gehörgang entsprechen jenen vom Schädel Nr. 1. Auch die Lage des Foramen opticum ist kennzeichnend und wie bei *Ursus arctos*. Das Diastem ist mit nicht ganz 30 mm (infolge Beschädigung des Knochens bzw. Fehlens des P^4 nicht ganz eindeutig zu messen und daher eher zu lang als zu kurz angenommen) als kurz zu bezeichnen. Vom Vordergebiß sind auch hier bloß Alveolen vorhanden. Das Backenzahngebiß besteht aus 3 P und 2 M jederseits, indem der P^2 fehlt. Erhalten sind jedoch bloß P^4—M^2 dext., die stärker abgekaut sind als bei Schädel Nr. I (s. Abb. 5). Der P^4 entspricht auch hier dem von *Ursus arctos* durch die relative Breite und den gut entwickelten Deuteroconus sowie betonten Protoconus. Der M^1 ist in ähnlicher Weise wie bei Nr. I

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

gegenüber *Ursus arctos arctos* schwach verlängert und wie bei diesem ist die hintere Hälfte breiter. Der M^2 ist gleichfalls verlängert, ohne jedoch — soweit infolge der Abkauung erkennbar — die für die Höhlenbären typische Differenzierung der Kaufläche zu zeigen. Durchaus entsprechende M^2 finden sich auch unter den heutigen Braunbären. Die Alveolen des M^2 sin. zeigen mehrere Wurzeläste, die in ihrer Anordnung den für *Ursus arctos* typischen entsprechen und von denen abweichen, wie sie sich meist bei *Ursus spelaeus* finden[5].

Schon aus der Beschreibung geht hervor, daß es sich nicht um einen typischen Höhlenbären handelt, wie Spahni (1954) annimmt. Gleichzeitig sind auch die Ansichten Ehrenbergs nicht aufrechtzuerhalten, wie der im folgenden durchgeführte Vergleich mit rezenten und fossilen Bären erkennen läßt.

Vergleich mit rezenten und fossilen Bären.

Bereits Ehrenberg war die im Vergleich zum Höhlenbären zu konstatierende Kürze des Diastems aufgefallen. Er spricht vom arctoiden Charakter der Schädel, bezeichnet jedoch das Backenzahngebiß als typisch spelaeoid (Ehrenberg 1929 a, S. 74), eine Ansicht, der nicht beigepflichtet werden kann. Wohl sind — wie bereits erwähnt — die Molaren gegenüber dem rezenten europäischen Braunbären (*Ursus arctos arctos*) länger, doch verhalten sie sich durchaus braunbärenartig, wie ein Vergleich mit asiatischen Braunbären (z. B. *Ursus arctos piscator, U. a. isabellinus*) zeigt. Es fehlen überdies die für *Ursus spelaeus* charakteristischen Proportionen und Differenzierungen. Es ist daher schon aus diesem Grund irreführend, von spelaeoiden Molaren zu sprechen, ganz abgesehen davon, daß diese Art der Terminologie (arctoid und spelaeoid usw., vgl. Ehrenberg 1928 a) und ihre Anwendung in systematisch-phylogenetischer Hinsicht nicht glücklich und bestenfalls geeignet ist, Klarheiten in systematischer Hinsicht zu beseitigen (vgl. etwa „*Ursus arctos priscus*" von Hundsheim: Ehrenberg 1929 c — Zapfe 1948; *Austriacopithecus* und die ihm von Ehrenberg zugeschriebene „Zwischenstellung" zwischen Cynomorphen und Anthropomorphen: Ehrenberg 1938 a — Thenius 1954).

Es sind hier einige grundsätzliche Bemerkungen notwendig, um so mehr, als Ehrenberg, wie aus seiner Arbeit hervorgeht

[5] Auf die Bedeutung der Wurzelverhältnisse der Backenzähne bei Ursiden in phylogenetischer Hinsicht habe ich bereits an anderer Stelle hingewiesen (1953). Wichtig sind Zahl und Art der Verschmelzung der Wurzeläste.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(1955), die prinzipielle Bedeutung meiner Einwände mißverstanden zu haben scheint. Die Begriffe arctoid und spelaeoid leiten sich von *Ursus arctos* und *U. spelaeus* (s. Abb. 1) her (vgl. Ehrenberg 1928 a). Es wäre an sich gegen die Anwendung derartiger Bezeichnungen in rein morphographischer Hinsicht nichts einzuwenden, obzwar meines Erachtens kaum etwas damit gewonnen ist. Worum es jedoch geht, ist die Auswertung in systematisch-phylogenetischer Beziehung. Und dagegen richten sich meine Einwände. Ehrenberg deutet — wie auch aus dem hier erörterten Beispiel hervorgeht — die Kombination von arctoiden und spelaeoiden Merkmalen phylogenetisch, indem er von nicht völlig „spelaeoid" entwickelten Höhlenbären spricht und dabei von der Voraussetzung ausgeht, arctoid ist der stammesgeschichtlich primitivere, spelaeoid der spezialisiertere Zustand. Der Begriff arctoid wird jedoch — wie schon gesagt — von rezenten Braunbären abgeleitet. Wohl verhält sich *Ursus arctos* in vielen Merkmalen ursprünglicher als der Höhlenbär, ohne jedoch dessen Stammform zu sein, was schon das geologische Alter nicht gut möglich macht. Die Stammformen des Höhlenbären sind vielmehr unter den ältestquartären *Ursus etruscus*-Formen zu suchen, von denen sich *Ursus deningeri* (= *Ursus arctos spelaeus* bei Erdbrink 1953) des Altquartärs ableiten läßt, der in vieler Hinsicht schon „spelaeoid" und zum Teil „hyperspelaeoid" entwickelt ist (vgl. Abb. 2) und aus dem auch der Höhlenbär hervorging. Wie bereits Ehrenberg (1928, 1928 a) mit Recht hervorhebt, stößt die spezifische Trennung von *Ursus deningeri* und *U. spelaeus* bisweilen auf Schwierigkeiten. Aus diesem Grund betrachtet auch Erdbrink *Ursus deningeri* nicht als eigene Art, sondern als Unterart von *Ursus arctos*. Die bloß subspezifische Abtrennung (Ehrenberg 1928 a, S. 711, spricht nicht von einer Unterart, sondern von der Beibehaltung der Bezeichnung *Ursus deningeri* bloß als Stufenbezeichnung) hat viel für sich, doch dürfte *Ursus deningeri* dann nicht als Unterart von *Ursus arctos* bezeichnet werden, sondern als solche von *Ursus spelaeus* oder *Ursus etruscus*, wobei jedoch erstere aus praktischen Erwägungen vorzuziehen wäre. Dies vorausgesetzt, müßte hier — ähnlich wie in der Ornithologie — zu einer quaternären Nomenklatur gegriffen werden, um einzelne „Populationen" noch nomenklatorisch kennzeichnen zu können (z. B. *Ursus deningeri hundsheimensis* von Hundsheim usw.). — Der zu *Ursus arctos* führende Stamm wird gleichfalls auf Formen aus dem *Ursus etruscus*-Kreis zurückgeführt (vgl. Erdbrink 1953), die zeigen, daß bereits damals eine Trennung in beide Stämme angebahnt war. Demnach erfolgte die Trennung der Braunbären und des zum Höhlenbären

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

führenden „Stammes“ jedenfalls bereits vor dem Altquartär. Wenn auch die Merkmalsänderungen im Braunbärenstamm im Laufe des Quartärs geringer waren als in den zum Höhlenbären führenden, so kann man *arctos* nicht *etruscus* gleichsetzen.

Aus diesen Bemerkungen geht hervor, daß es nicht angeht, *Ursus spelaeus* von einem arctoiden Vorstadium, unter Umgehung des *deningeri*-artigen abzuleiten (s. Ehrenberg 1929, S. 2). Dazu ist bereits die zur Verfügung stehende Zeit zu kurz. Es ist freilich nicht immer möglich, bei isolierten Zähnen oder (fragmentären) Skelettresten — schon in Anbetracht der sich überschneidenden Variationsbreiten — die Zugehörigkeit zu einer Art sicher zu entscheiden. In unserem Fall jedoch, wo das ganze Cranium vorliegt, ist dies einwandfrei durchführbar.

Das oben Gesagte gilt auch für die Verwendung der Begriffe striatoid und crocutoid. cynomorph und anthromorph usw. Aber noch ein Punkt muß hier erwähnt werden, nämlich die Begriffsfassung „arctoid“. Wie aus sämtlichen Bärenstudien von K. Ehrenberg hervorgeht, beschränkt sich das rezente Vergleichsmaterial auf relativ wenige Schädel bzw. Skelette[6], die hauptsächlich *Ursus arctos arctos* angehören. Dementsprechend ist auch der Begriff arctoid eng gefaßt. Hätte K. Ehrenberg auch die rezenten asiatischen Braunbären entsprechend berücksichtigt, so wäre die Abgrenzung arctoid zu spelaeoid vermutlich etwas anders ausgefallen. Dasselbe gilt auch für die Untersuchungen Soergels (1926) und Rodes (1935; vgl. Erdbrink 1935, S. 431), die ebenfalls auf relativ geringen rezenten Materialien basieren. Erdbrink weist außerdem — entsprechend seiner systematischen Auffassung — darauf hin, daß die Verwendung des Begriffes „hyperarctoid“ bei Rode schon aus logischen Gründen unmöglich ist. Manche von K. Ehrenberg als „spelaeoid“ bezeichnete Merkmale finden sich bei asiatischen Braunbären, die nach Pocock (1933) bloß verschiedene Rassen einer Art bilden, bzw. beim nordamerikanischen Grizzly (*Ursus horribilis* Ord), der als Abkömmling asiatischer Braunbären zu betrachten ist. So besitzen ostasiatische Braunbären eine ± deutliche Glabella, die zusammen mit den Dimensionen an Höhlenbären erinnern, von denen sie sich jedoch bereits durch die stets kürzere Schnauze unterscheiden. Damit sei nur kurz auf die Schnauzenlänge hingewiesen. Wie bereits an anderer Stelle (1951) erwähnt, kann nach Koby (1944) im Gegensatz zu K. Ehrenberg der

[6] Beispielsweise umfaßt das Vergleichsmaterial praktisch ein Braunbärenskelett aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien (s. Ehrenberg 1942, S. 547).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Höhlenbär im Vergleich zum Braunbären eigentlich nicht als kurzschnauzig bezeichnet werden, sondern dies trifft eher für *Ursus arctos* zu. Die Schnauzenlänge ist ziemlichen Schwankungen unterworfen. Sie ist bei *Ursus spelaeus* durchschnittlich nicht kürzer als bei *Ursus arctos*. Im Gegenteil zeigt ein größeres Vergleichsmaterial von *Ursus arctos*, daß die (relative) Schnauzenlänge bei dieser Art durchschnittlich geringer ist als beim Höhlenbären. Dieser Unterschied drückt sich weniger deutlich im Verhältnis von Cranial- zu Fazialschädellänge aus als in der Relation von Gaumenlänge zu Schnauzenbreite, indem v. a. der Abschnitt vor dem Backenzahngebiß (P^4—M^2) bei *Ursus arctos* in der Regel kürzer und (relativ) breiter ist als bei *Ursus spelaeus* (vgl. auch Diastemlänge).

Gleichzeitig zeigen die rezenten Braunbärenschädel, daß die beiden Schädel aus Winden vollkommen in die Variationsbreite von *Ursus arctos* fallen[7]. Bemerkenswert ist auch das Ergebnis B. Kurtens (1955), wonach die Variationsbreite von *Ursus arctos* größer ist als von *Ursus spelaeus*, eine Feststellung, die sich mit den Ergebnissen von K. Ehrenberg ebenfalls kaum vereinbaren läßt, sich jedoch aus dem entsprechend berücksichtigten rezenten Vergleichsmaterial erklärt (vgl. auch Middendorf 1851, Schäff 1889).

Damit kommen wir zur Auswertung unserer Befunde an den beiden Schädeln aus Winden:

Fassen wir die Ergebnisse der Beschreibung zusammen, so ergibt sich, daß es sich in beiden Fällen um Bären handelt, die im Schädel- und Gebißbau vollkommen in die Variationsbreite von *Ursus arctos* fallen. Dies gilt nicht nur für die flache Stirn, das kurze Diastem und das Vorhandensein der vorderen Prämolaren, sondern auch für die angeblich spelaeoiden Backenzähne (P^4—M^2). Freilich, vergleicht man bloß *Ursus arctos arctos*, so ergeben sich Unterschiede im Bau der Molaren und des Schädels (Dimensionen, Schädelbasis p. p.). Die Molaren sind — in Anbetracht der phylogenetisch erfolgten Verlängerung — eben stärker verlängert als bei *Ursus arctos arctos*. Eine Identifizierung mit dieser Form ist meines Erachtens nicht möglich.

Nun sind aus dem Jungpleistozän von Europa mehrfach Braunbären beschrieben worden, die meist größer sind als *Ursus arctos arctos* und gleichzeitig verschiedene „spelaeoide" Merk-

[7] Während Rode (1935) für den M^2 bei *Ursus arctos* L. 44,0 mm Länge als Maximum angibt, mißt ein M^2 von *U. a. piscator* 46,2 mm (s. Maßtabelle II).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Maßtabelle II. (Gebißmaße)

(Maße in Millimetern)

	P^4-M^2	P^4	M^1	M^3	Art und Herkunft
L	90,0	18,0	**26,5**	**45,5**	*Ursus arctos priscus*
B	—	15,0	20,4	23,0	Winden; Schädel I.
L	82,0	18,5	26,0	39,5	*Ursus arctos priscus*
B	—	14,0	+ 19,4	20,8	Winden; Schädel II.
L	—	16—20,1	20,2—**26,3**	36,4—**44,4**	*Ursus „taubachensis"*
B	—	—	—	—	Taubach (n. Rode 1935)
L	81,4	17,0	25,2	39,2	*Ursus arctos „fossilis"*
B	—	13,4	17.8	19,1	Maspino (n. Koby 1944)
L	89,0	**19,2**	**26,0*)**	**46,2**	*Ursus arctos piscator*
B	—	14,6	19,7	24,5	Wladiwostok; Nr. 977
L	82,0	18,8	25,4	38,5	*Ursus arctos beringianus*
B	—	15,0	19,4	20,0	Kamtschatka; Ka V 124
L	62,7	14,0	19,2	30,5	*Ursus arctos arctos*
B	—	10,4	14,6	16,5	Serbien; Pal. Inst.
L	72,0	15,0	20,5	36,5	*Ursus arctos arctos*
B	—	11,9	16,0	17,2	Bosnien; Pal. Inst.
L	ca. 98,0	—	28,0	48,0	*Ursus spelaeus*
B	—	—	19,8	24,0	Mixnitz; Nr. 2
L	89,0	19,3	27,0	45,0	*Ursus spelaeus*
B	—	15,0	20,0	23,0	Mixnitz; Nr. 29
L	88,0	19,0	28,0	43,0	*Ursus spelaeus*
B	—	14,5	20,0	22,8	Mixnitz; Nr. 48

*) Auch Degerbøl (1933, S. 516) gibt für *Ursus arctos nemoralis* 26,0 mm für den M^1 an, für *Ursus arctos* vom Ochotskischen Meerbusen sogar 26,5 mm.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

male besitzen. Sie werden in der Literatur meist als *Ursus priscus*[8] oder *U. fossilis* angeführt (vgl. Goldfuss 1810, Cuvier 1823, Rode 1935, Koby 1944, Mottl 1947, Erdbrink 1953). Von manchen Autoren wird die unterartliche Abtrennung der artlichen vorgezogen (Gaudry 1887 u. a.), sofern überhaupt die Selbständigkeit dieser Form anerkannt wird. Ähnliches gilt auch für verschiedene, aus dem Jungpleistozän Nordafrikas beschriebene Braunbärenformen (siehe C. Arambourg 1933), die sich unter anderem durch verschiedene „spelaeoide" Züge vom rezenten europäischen Braunbären unterscheiden und Anklänge an heutige ostasiatische Braunbären erkennen lassen (Glabella, Größe usw.). Sie werden von Arambourg als Unterarten von *Ursus arctos* aufgefaßt und sind von *Ursus arctos priscus* zu trennen. Einzelne dieser Braunbären gehören jedoch zweifellos zu *Ursus „deningeri"*, wie auch Erdbrink (1953) vermutet, der — wie schon erwähnt — *Ursus „deningeri"* als Unterart von *Ursus arctos* betrachtet.

Daß alle diese Formen nichts mit *Ursus horribilis* (= *ferox*) zu tun haben, wie dies von verschiedenen englischen Autoren angenommen wurde, haben unter anderen Rode (1935, S. 151) und Koby (1944) bereits dargelegt.

Ist bereits dadurch die Existenz mehrerer pleistozäner Braunbärenformen wahrscheinlich gemacht, so hat Rode (1931, 1935, S. 151) aus dem Jungpleistozän von Taubach einen Braunbären als *Ursus taubachensis* beschrieben (vgl. auch Ehrenberg 1929 b, S. 72, und 1929 a, S. 705, der von spelaeoiden Zügen dieses Braunbären spricht), der sich vor allem durch die größeren Dimensionen, den ausgedehnten M^2, breitere M inf. von *Ursus arctos arctos* unterscheidet. Leider beruht diese „Art" bloß auf Gebißresten, so daß nichts über den Bau des Schädels (Hinterhauptshöhe, Schädel-

[8] Die Angabe Kobys (1944, S. 81, Fußnote 1), *Ursus priscus* durch *U. fossilis* zu ersetzen, trifft nicht zu (vgl. Rode 1935, S. 153, u. Erdbrink 1953, S. 423), indem *Ursus priscus* bereits seit 1810 datiert und *Ursus fossilis* (Goldfuss 1821) nach dem Autor selbst keine gültige Benennung sein sollte. Gleichzeitig kann ich in Anbetracht erwähnter Merkmale seiner Auffassung mit *Ursus arctos fossilis* (= *priscus*) bloß das geologische Alter zu kennzeichnen, nicht beipflichten. Wenn Rode (1935, S. 153) schreibt, „Pocock ist der Ansicht, daß das Gaylenreuther Originalexemplar von *Ursus priscus* nicht spezifisch von *Ursus arctos* zu trennen sei", so ist damit noch nichts über die etwaige subspezifische Selbständigkeit ausgesagt, da Pocock (1933) sämtliche rezenten Braunbären zu einer Art (*Ursus arctos*) zusammenfaßt. Es wäre eine Mißachtung der Untersuchungsergebnisse, wollte man obige Form nicht nomenklatorisch von *Ursus arctos arctos* getrennt behandeln. Die Ansicht Erdbrinks (1953), sämtliche rezente Braunbären als eine Unterart zu betrachten, ist m. E. verfehlt (vgl. auch Ehrenberg 1955, Kurten 1955).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

basis, Stirnpartie, Nasenöffnung) gesagt werden kann. Für gewisse „hyperarctoide" Züge (Rode 1931: Breitenentwicklung von M_1 und M_2) fehlt geeignetes Vergleichsmaterial in Winden[9]. Immerhin ist die bestehende Übereinstimmung zwischen dem Taubacher und dem Windener Braunbären so groß, daß eine Identität beider Formen sehr wahrscheinlich ist. Freilich reichen die bisher aus Taubach vorliegenden Reste kaum zu einer sicheren Identifizierung aus, wie auch gewisse Unterschiede zwischen den beiden Windener Schädeln auf eine gewisse Variationsbreite schließen lassen.

Daß *Ursus taubachensis* Rode als eigene Art nicht aufrechterhalten werden kann, darüber erübrigt sich jede Diskussion. Es ist bloß die Frage, ob man diesen Braunbären als eigene Subspezies[10] betrachten kann oder ob nicht doch eine Identität mit bereits beschriebenen Braunbärenformen gegeben ist, wie dies etwa Viret (1947, S. 357) annimmt, indem er den Braunbären von Taubach mit *Ursus arctos priscus* Goldf. (= *fossilis*) identifiziert und diesen als große Braunbärenform mit Mischung arctoider, „hyperarctoider" und spelaeoider Gebißmerkmale kennzeichnet[11]. Auch Rühl (1939, S. 7) hält *Ursus taubachensis* und *U. a. fossilis* für synonym.

Dieser Standpunkt hat manches für sich, doch besitzt der Typusschädel von *Ursus priscus* dann nicht ganz jene Merkmale, wie sie einem „Durchschnittsindividuum" von *Ursus arctos priscus* (in der obigen Fassung) zukommen müßten. So verwendet auch Mottl (1947, S. 16) die Bezeichnung *Ursus priscus* Goldf. für

[9] Dem einzigen auf einen Braunbären zu beziehenden Mandibelast unter dem im Paläontologischen Institut der Universität befindlichen Material aus Winden fehlen die Zähne.

[10] Pohlig hat den Braunbären von Taubach bereits vor Jahrzehnten als *Ursus* (*arctos*) *antiqui* bezeichnet.

[11] Interessanterweise beschreibt Couturier (1948) aus dem Jungpleistozän von Malarnaud (Ariège) einen Bärenschädel, der bedeutend kleiner ist als die „Normalform" des Höhlenbären und bezieht ihn auf *Ursus arctos*. Wie die Gesamtheit der morphologischen Kriterien erkennen läßt, handelt es sich hier einwandfrei um einen Höhlenbären. Die geringen Dimensionen des sein Wachstum übrigens noch nicht völlig abgeschlossenen Schädels (wie die noch offenen Nähte zeigen) sind kein Grund, ihn als Braunbären zu betrachten (vgl. die sogenannten „Zwerge" aus Mixnitz, Igrichöhle usw., die meist als weibliche Individuen des Höhlenbären angesehen werden müssen; vgl. Mottl 1935, Kurten 1955). Die einzigen von Couturier als arctoid angegebenen Merkmale betreffen die Dimensionen und die Gesamtform des Calvariums, die jedoch unter den kleinen Höhlenbärexemplaren in vollkommen entsprechender Weise anzutreffen ist. Schnauze, knöcherne Nasenöffnung, Glabella, Hinterhauptshöhe, Fehlen von P^{1-3}, Unterkiefercondylus, Ausbildung des Molarengebisses, kurz die Gesamtheit der beobachtbaren Merkmale entspricht durchaus dem Höhlenbären.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

große jungpleistozäne Braunbären, die sich jedoch morphologisch eng an *Ursus arctos arctos* anschließen (vgl. Stehlin 1933, der eine gesonderte Bezeichnung jedoch nicht befürwortet, da er annimmt, es handle sich bloß um starke männliche Individuen des Braunbären). Ähnliches gilt für *Ursus arctos nemoralis* aus dem Spät- und Postglazial Mittel- und Nordeuropas (s. Degerbøl 1933, Hilzheimer 1936), der sich nach Kurten (1955) bloß dimensionell vom heutigen europäischen Braunbären unterscheidet. Bei diesem ist die Durchschnittsgröße geringer, während sie bei *U. a. nemoralis* heutigen ostasiatischen Braunbären entspricht. Nach Hagmann (1899, S. 46) entspricht *Ursus priscus* dem *U. a. subfossilis* Midd., der mit den sibirischen Formen des *Ursus arctos* in den absoluten Maßen direkt übereinstimmt.

Neben *Ursus priscus* unterscheidet Mottl noch den spezialisierteren *Ursus taubachensis*, ferner eine mit *Ursus arctos arctos* übereinstimmende jungpleistozäne Braunbärenform und außerdem eine etwas primitivere Form (*Ursus arctos* f. primitiva) (s. Mottl 1951, S. 56).

In Anbetracht der großen Variabilität ist es jedoch fraglich, derartigen, vorwiegend auf Einzelfunden oder geringem Material beruhenden Bären den Wert von Formen, Unterarten oder gar Arten zuzuerkennen. Es ist nun einmal so, daß gerade bei den Braunbären nicht einzelne Zähne oder ein Schädel zur Typisierung ausreichen, sondern daß stets ganze „Populationen" (im Sinne von ± zeitgleichen Vergesellschaftungen von einem Fundplatz) berücksichtigt werden müssen (vgl. auch Hilzheimer 1936, S. 298). Dies ist praktisch nur selten durchführbar und speziell in jenen Fällen, wo bereits entsprechende Formen aufgestellt wurden, meist unmöglich, da das als Grundlage dienende Material zur Typisierung nicht ausreicht.

Im ganzen gesehen sind aus dem europäischen Jungpleistozän von verschiedenen Fundstellen Braunbären bekanntgeworden, die sich durch größere Dimensionen und auch gewisse „Anklänge" an *Ursus spelaeus* von *Ursus arctos arctos* unterscheiden (vgl. auch Koby 1944), ohne jedoch die für den altquartären *Ursus „deningeri"* charakteristische Merkmalskombination aufzuweisen.

Manchmal finden sich diese Braunbären mit Höhlenbären vergesellschaftet (z. B. Charlottenhöhle, Hyänenhöhle bei Gera, Einhornhöhle, Vöklinshofen, Frauenloch (Stmk.), Winden, Cotencher (Mousterien), Gargas, Lherm, Margot, Liège), was außerdem auf eine gewisse ökologische Verschiedenheit gegenüber *Ursus arctos arctos* schließen läßt. Der Lebensraum des Höhlenbären und des mit ihm nachgewiesenen Braunbären war nämlich weniger der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(Hoch-)Wald, wie es für *Ursus arctos arctos* angenommen werden kann, als vielmehr offenere Landschaft. Dies geht aus dem Vorkommen des Höhlenbären und der mit ihm vergesellschafteten Tierwelt hervor. Dies erklärt nicht nur das Verschwinden des Höhlenbären mit der ausgehenden Eiszeit, sondern auch das Auftreten von *Ursus arctos arctos* mit der Wiederbewaldung im Postglazial (vgl. den Parallelfall bei den Wisenten). Dies trifft jedoch nur für *Ursus a. arctos* zu[12], nicht aber für die jungpleistozäne Unterart, die — soweit heute beurteilbar — mehr als Bewohner offener Landschaft (Steppe, Alpenmatten u. dgl.) bezeichnet werden kann. Dafür spricht nicht nur das Vorkommen, sondern auch das „spelaeoide" Backenzahngebiß, das, wie die heutigen Steppenbraunbären zeigen, für eine Ernährung aus vorwiegend härteren Pflanzen spricht, wie sie in Steppengebieten und im Krummholzbereich der hochalpinen Mattenregion oberhalb der Baumgrenze gegeben ist (vgl. Engelmann 1938, S. 10 ff.).

Dies sind auch die Gründe, die mich veranlassen, die große jungpleistozäne Braunbärenform Mittel- und Westeuropas vom rezenten europäischen Braunbären (*Ursus arctos arctos*) subspezifisch abzutrennen, wobei sie — unter Berücksichtigung obiger Fassung der Unterart — als *Ursus arctos priscus* Goldf. zu bezeichnen wäre. Ich sehe daher nicht bloß das geologische Alter als maßgebend zur Kennzeichnung dieser Unterart an (vgl. Koby 1944, S. 94), sondern auch morphologische und ökologische Kriterien. Ähnliche Überlegungen waren für Degerbøl (1933) ausschlaggebend, die spät- und postglazialen Braunbären Dänemarks als Unterart (*U. a. nemoralis*) abzutrennen. Wie Hilzheimer (1936) an Hand einer „Population" zeigen konnte, ist für diese Unterart eine ziemliche Variationsbreite kennzeichnend, die jedoch durchaus in jene des gesamten Braunbären fällt, was allerdings nicht ausreicht, die Existenz einer Braunbärenform einfach zu bestreiten.

Durch obige Feststellungen ergeben sich eine Reihe von Fragen und Problemen über das Verschwinden von *Ursus arctos priscus* und über die Herkunft der heutigen asiatischen Steppenbraunbären, die in Zusammenhang mit einigen allgemeinen phylogenetischen Fragen kurz gestreift seien. Wie die Analyse der beiden Schädel gezeigt hat, lassen sich Braun- und Höhlenbärenschädel stets unterscheiden. Die Ausbildung und Kombination der

[12] Meine seinerzeitige, durch Erdbrink (1953, S. 503) kritisierte Bemerkung (Thenius 1951, S. 328), daß der Braunbär im Vergleich zum Höhlenbären mehr als Waldbewohner bezeichnet werden kann, bezog sich bloß auf *Ursus a. arctos*, nicht auf die übrigen Rassen des Braunbären.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Merkmale läßt gleichzeitig erkennen, daß an einen direkten phylogenetischen Zusammenhang zwischen Braun- und Höhlenbär nicht gedacht werden kann. Dazu ist der Vorläufer des Höhlenbären (*Ursus „deningeri“*) bereits zu einseitig in Richtung Höhlenbär spezialisiert. Wie die Abb. 2 zeigt, bereitet die Abtrennung des *Ursus arctos* von *Ursus „deningeri“* an Hand *typischer* Exemplare keine Schwierigkeiten.

In Anbetracht gewisser Übereinstimmungen rezenter asiatischer Braunbären mit jungpleistozänen Braunbären und deren Verschwinden am Ende der Würmeiszeit erscheint die Frage berechtigt, ob es sich um ein richtiges Aussterben handelt oder bloß um eine Arealverschiebung bzw. -einengung, ähnlich zahlreichen, im Jungpleistozän in Europa verbreiteten Säugetieren. Dem steht eine etwas abweichende Merkmalskombination bei den heutigen asiatischen Braunbärenrassen gegenüber, die eine direkte Verbindung mit solchen erschwert. Eine sichere Entscheidung dieser Frage ist allerdings nicht zu geben. Wenn es auch den Anschein hat, als wäre *Ursus arctos priscus* ohne Nachkommen erloschen, so ist doch ein phylogenetischer Zusammenhang mit heutigen asiatischen Braunbären nicht völlig auszuschließen (vgl. Hagmann 1899).

Als Ergebnis der Untersuchung der beiden Bärenschädel aus dem Jungpleistozän von Winden kann also festgehalten werden, daß es sich um richtige Braunbären handelt, die weder die Annahme einer Kreuzung zwischen Braun- und Höhlenbären notwendig machen noch als Beweis für noch nicht völlig „spelaeoide“ Höhlenbären angesehen werden können.

Zusammenfassung.

Zwei Bärenschädel werden aus dem Jungpleistozän von Winden im Burgenland beschrieben, die durch J. Chr. Spahni (1954) auf *Ursus spelaeus* bezogen worden waren, während K. Ehrenberg (1932, 1938) eine Kreuzung zwischen Braun- und Höhlenbären bzw. eine Deutung als ± arctoide Höhlenbären für wahrscheinlich hielt.

Es handelt sich um eine große Braunbärenform (*Ursus arctos priscus* Goldf.) mit einzelnen, an Höhlenbären erinnernden Zügen, die sich morphologisch und ökologisch vom heutigen europäischen Braunbären unterscheidet und verschiedene Übereinstimmungen mit heute asiatischen Braunbärenformen erkennen läßt. Sie existierte gleichzeitig neben den Höhlenbären. Die phylogenetische Bedeutung von *Ursus arctos priscus* für rezente Braunbären wird kurz gestreift. *Ursus arctos priscus* Goldf. (= *fossilis*) wird in etwas erweiterter Fassung als große Braunbärenform des euro-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

päischen Jungpleistozäns definiert, die in einzelnen Merkmalen Übereinstimmung mit *Ursus arctos piscator* bzw. *U. a. isabellinus* (= *pruinosus*) aufweist. *Ursus taubachensis* Rode und möglicherweise auch *Ursus arctos nemoralis* Degerbøl werden als Synonyma dieser Form angesehen.

Literaturverzeichnis.

Arambourg, C., 1933: Révision des ours fossiles de l'Afrique du Nord. Annal. Musée Hist. Natur. **25**, Mém. 2, Marseille.

Couturier, M. A. J., 1948: Le calvarium de l'ours brun (Ursus arctos L.) pléistocène de la grotte de Malarnaud (Ariège). Bull. et Mém. Soc. Anthropol. (9), **9**, Paris.

Degerbøl, M., 1933: Danmarks pattedyr i fortiden i sammenligning med recente former I. Videnskab. Meddeldels. Dansk Naturhist. Foren. **96**, Kopenhagen.

Ehrenberg, K., 1928: Ursus deningeri v. Reich. und Ursus spelaeus Rosenm. Anz. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. v. 26. 4. 1926, Wien.

— 1928: Über Art-Wandlung und Art-Benennung. Biologia Generalis **4**, Wien u. Leipzig (1928 a).

— 1929: Über einen bemerkenswerten Bärenschädel aus der Bärenhöhle von Winden im Burgenland. Anz. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. v. 5. 12. 1926, Wien.

1929: Neue Ausgrabungen in österreichischen Höhlen. Verh. zool.-botan. Ges. **79**, Wien (1929 a).

— 1929: Gedanken zur Stammesentwicklung der Bären im Plistozän. Paläont. Z. **11**, Berlin (1929 b).

— 1929: Zur Frage der systematischen und phylogenetischen Stellung der Bärenreste von Hundsheim und Deutsch-Altenburg in Niederösterreich. Palaeobiologica **2**, Wien (1929 c).

— 1931: Über weitere Ergebnisse der Ausgrabungen in der Bärenhöhle bei Winden im Burgenland. Anz. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. v. 23. 4. 1931, Wien.

— 1932: Über die letzten Ergebnisse der Windener Grabungen und einige Probleme der Diluvial-Paläontologie. Verh. zool.-botan. Ges. **82**, Wien.

— 1935: Die plistozänen Bären Belgiens I. Die Bären von Hastière. Mém. Mus. roy. Hist. Natur. Belg. **64**, Bruxelles.

— 1935: Die plistozänen Bären Belgiens II. Die Bären vom „Trou du Sureau". Mém. Mus. roy. Hist. Natur. Belgique **71**, Bruxelles (1935 a).

— 1938: Über einige weitere Ergebnisse der Untersuchungen an den Bären von Winden. Verh. zool.-botan. Ges. **86/87**, Wien.

— 1938: Die gegenwärtige Stellung der Paläontologie zu den Hauptproblemen der Stammesgeschichte. Paläont. Z. **20**, Stuttgart (1938 a).

— 1942: Bericht über Ausgrabungen in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge II. Palaeobiologica **7**, Wien.

— 1955: Referat über Erdbrink, D. P.: A review of the fossil and recent bears ... Zbl. f. Geol. u. Paläont. II., Stuttgart.

— 1955: Über Höhlenbären und Bärenhöhlen. Verh. zool.-bot. Ges. **95**, Wien.

Engelmann, C., 1938: Über die Großsäuger Szetschwans, Sikongs und Osttibets. Z. f. Säugetierkunde **13**, Berlin.

Erdbrink, P. D., 1953: A review of the fossil and recent bears of the Old World with remarks on their phylogeny based upon their dentition. Proefschrift. Deventer.

Gaudry, A., 1887: Le petit Ursus spelaeus de Gargas. C. R. Séanc. Acad. Sci. **104**, Paris.
Goldfuß, A., 1810: Die Umgebungen von Muggendorf. Erlangen.
Hagmann, G., 1899: Die diluviale Wirbeltierfauna von Vöklinshofen (Oberelsaß). I. Inaugural.-Diss., Straßburg.
Hilzheimer, M., 1936: Der Bär aus dem Grubenloch (Ursus arctos nemoralis Degerbøl). Z. f. Säugetierkunde **11**, Berlin.
Koby, F. E., 1943: Über das gleichzeitige Vorkommen von Höhlenbären und Braunbären im Jura. Eclogae geol. Helv. **36**, Basel.
— 1944: Un squelette d'ours brun du Pléistocène italien. Verh. naturf. Ges. Basel **56**, Basel.
Kurten, B., 1955: Sex dimorphism and size trends in the cave bear, Ursus spelaeus Rosenm. u. Heinr. Acta zool. fennica **90**, Helsinki.
Middendorf, A. Th. von, 1851: Reise in den äußersten Norden und Osten Sibiriens. II, 2.
Mottl, M., 1933: Zur Morphologie der Höhlenbärenschädel aus der Igrichöhle. Mitt. Jb. geol. ungar. Anst. **29**, Budapest.
— 1940: Die Fauna der Mussolinihöhle. Geol. Hungar., ser. palaeont. **14**, Budapest.
— 1947: Die pleistozäne Säugetierfauna des Frauenloches im Rötschgraben bei Stübing. Verh. geol. B.-Anst. Wien.
— 1951: Die Repolusthöhle bei Peggau (Steiermark) und ihre eiszeitlichen Bewohner. Archaeol. Austriaca **8**, Wien.
Pocock, R. I., 1933: The Black and Brown Bears of Europe and Asia I. J. Bombay Natur. Hist. Soc. **35**, Madras.
Rode, K., 1931: Über die Bären von Taubach und Ehringsdorf. Paläont. Z. **13**, Berlin.
— 1935: Untersuchungen über das Gebiß der Bären. Monograph. z. Geol. u. Paläont. (2), **7**, Leipzig.
Rühl, W., 1939: Die Raubtiere und Elefanten des sächsischen Diluviums. Palaeontographica A, **91**, Stuttgart.
Schäff, E., 1889: Über den Schädel von Ursus arctos L. Arch. f. Naturgesch. **55**, 1, Berlin.
Schaub, S. & Jagher, A., 1945: Zwei neue Fundstellen von Höhlenbär und Höhlenhyäne im unteren Birstal. Eclogae geol. Helv. **38**, Basel.
Soergel, W., 1926: Der Bär von Süßenborn. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der diluvialen Bären. N. Jb. f. Miner. etc., Beil.-Bd. **54**, Stuttgart.
Spahni, J. Chr., 1954: Les gisements à Ursus spelaeus de l'Autriche et leurs problèmes. Bull. soc. préhist. franc. **51**, Le Mans.
Stehlin, H. G., 1933: In Dubois, A. & Stehlin, H. G.: La grotte de Cotencher, station mousterienne. Mém. soc. paléont. suisse **52/53**, Basel.
Thenius, E., 1951: Eine neue Rekonstruktion des Höhlenbären (Ursus spelaeus Ros.). Sb. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. **160**, Wien.
— 1953: Zur Analyse des Gebisses des Eisbären, Ursus (Thalarctos) maritimus Phipps. 1774. Säugetierkdl. Mitt. **1**, Stuttgart.
— 1954: Die Bedeutung von Austriacopithecus Ehrenberg für die Stammesgeschichte der Hominoidea. Anz. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. v. 11. 11. 1954, Wien.
Viret, J., 1947: Sur les ursidés de Bruges (Gironde). Eclogae geol. Helv. **40**, Basel.
Zapfe, H., 1948: Die altplistozänen Bären von Hundsheim in Niederösterreich. Jb. geol. B.-Anst. Jg. 1946, Wien.